



10 minutes

ÉCUREUILS DANS LE MONDE

DOSSIER

LES ENJEUX DE LA VACCINATION DES
ÉCUREUILS ROUX CONTRE LA VARIOLE DE
L'ÉCUREUIL GRIS, PROVOQUÉE PAR LE
SQUIRREL POXVIRUS.

*Les écureuils roux blentôt en
voie d'extinction ?*



Rédaction **SOPHIE BOSSUET**,
Supervision éditoriale et mise en page **Angèle Sipièrè**.

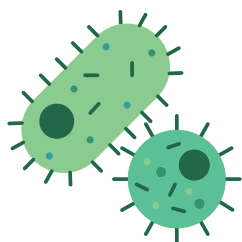
30 SEPTEMBRE 2026 - © Association L'écureuil roux

L'ÉCUREUIL ROUX, UN ANIMAL HAUTEMENT VULNÉRABLE DONT LA POPULATION EST MENACÉE PAR DE MULTIPLES FACTEURS

L'écureuil gris, originaire d'Amérique du Nord, a été introduit sur le continent européen en Grande Bretagne en 1876, en Irlande en 1913, puis en Italie en 1948 [1], ce qui a eu des effets délétères sur la faune et la flore locale, en particulier pour les populations d'écureuils roux.

Au-delà de la concurrence induite pour la recherche de nourriture et le partage du territoire, s'est rapidement posé un problème de taille, notamment au Royaume-Uni où l'introduction est plus ancienne qu'en Italie : **la**

contamination des écureuils roux au Squirrel poxvirus. Aussi dite en français «**variole de l'écureuil**», il s'agit d'une **maladie presque systématiquement mortelle pour eux**, favorisée par la proximité croissante avec les écureuils gris, qui peuvent être des porteurs sains.



CONTEXTE

L'écureuil roux (*Sciurus vulgaris*) est un petit mammifère que l'on trouve en Europe et en Asie, du Portugal à la péninsule coréenne. Encore considéré comme nuisible il y a quelques décennies, **il fait partie des espèces protégées en France depuis 1979** (décret du 25/11/1977, arrêté du 23/04/2007 pour la protection des mammifères). Nidicole et particulièrement fragile, il est donc fortement affecté par des perturbations de son environnement, de plus en plus fréquentes ; sa population connaît un déclin important depuis plusieurs années.

La croissance des activités humaines provoque des transformations et une dégradation de son habitat

(urbanisation, morcellement, gestion intensive des forêts, élagage non éco responsable, incendies...) ayant pour conséquences :

- **la raréfaction de leur nourriture** qu'ils peinent alors à trouver
- **les nombreux accidents sur les routes**
- **l'appauvrissement génétique** qui rend les écureuils roux vulnérables aux maladies et parasites
- **l'introduction d'espèces invasives** et/ou concurrentes, comme la perruche à collier ou l'écureuil gris (*Sciurus carolinensis*).

LES « POXVIRUS » : UNE FAMILLE DE VIRUS POUVANT PROVOQUER DE LOURDES PATHOLOGIES

Il s'agit d'une famille de virus dont le nom vient du pluriel de « **pock** », qui signifie, en anglais, « **pustule** » – en référence aux symptômes des pathologies qu'ils peuvent entraîner, telles que la variole.

On distingue **deux grandes familles de poxvirus** : les **Entomopoxvirinae touchant les insectes** (invertébrés) et les **Chordopoxvirinae, touchant les humains et animaux** (vertébrés). Dans cette seconde famille, l'on compte encore plusieurs genres de virus, comme l'Orthopoxvirus, lui-même subdivisé en sous-genres, parmi lesquels nous pouvons citer le Molluscipoxvirus qui affecte uniquement les êtres humains, le Monkeypox (dit variole du singe) ou encore le Cowpox (connu aussi sous le nom de variole bovine), qui touchent essentiellement les animaux mais peuvent être transmis à l'humain.

Les modes de transmission des poxvirus sont relativement variés : il est possible d'être contaminé par le biais d'un contact direct avec une personne infectée (fluides corporels, lésions cutanées, etc.) ou de façon indirecte en étant exposé à des objets et surfaces atteints, ou même du fait d'un face-à-face prolongé dans le cas de certains virus – comme c'est le cas pour le virus de la variole – en raison des gouttelettes respiratoires [2].

Chez les animaux, la circulation du virus est donc favorisée par les morsures, griffures et autres blessures induites par leur mode de vie et leur environnement. Une transmission de l'homme à l'animal, que l'on appelle zoonose, peut se produire en cas de contact direct avec un animal ou une carcasse infectés [3], c'est-à-dire plutôt chez des personnes au contact régulier d'animaux.

En plus de la diversité des modes de contagion, cette famille de virus est également **hautement résiliente, peut potentiellement connaître des mutations, et les symptômes de certaines pathologies induites ont pu avoir et ont encore parfois de très lourdes conséquences** au fil de l'histoire chez les humains comme chez les animaux.

L'on peut prendre ici l'exemple de la **variole humaine** : il s'agit d'une maladie vivement contagieuse (pour un patient atteint, on estime entre 3 et 6 le nombre de personnes qui seront contaminées [4]), présentant des taux de mortalité élevés (jusqu'à 30% [5]), ne touchant que les êtres humains et sévissant dans le monde entier depuis plusieurs millénaires. On estime ainsi qu'au cours du XVIIIème siècle, à titre d'exemple, 200 000 à 600 000 personnes mouraient chaque année de la variole en Europe [6]. **Si la variole humaine est aujourd'hui considérée comme éradiquée dans le monde entier**, aucun cas n'ayant été signalé depuis 1977 [7], **c'est essentiellement grâce à la vaccination**, développée depuis la fin du XVIIIème siècle – qui a d'ailleurs été utilisée pour endiguer cette même maladie. Le vaccin contre la variole, rendu obligatoire en 1902 en France, ne l'est donc plus depuis les années 1980.

De nos jours, en raison de l'éradication de la variole chez les humains, **les connaissances sur les poxvirus et la vaccination aux poxvirus sont plus limitées** [8]. L'on observe en effet une baisse significative des travaux sur le sujet depuis plusieurs décennies – même si les scientifiques restent vigilants quant à un risque de réémergence de la variole, d'une mutation du virus qui pourrait causer une nouvelle pathologie, ou encore de bioterrorisme.

Certains chercheurs continuent tout de même de se pencher sur la thématique des poxvirus, en découvrant régulièrement de nouveaux types.

Toutefois, **les virus zooniques** – affectant en premier lieu les animaux mais pouvant entraîner une contagion des êtres humains – **continuent d'être l'objet de recherches ; si la variole est éliminée chez les êtres humains, diverses espèces animales peuvent encore en être atteintes.**

Du fait de nombreux facteurs tels que le changement climatique, l'augmentation des nouveaux animaux de compagnie et des flux de circulation à l'échelle mondiale ainsi que la perte de la protection vaccinale antivariolique [9], un contexte propice à l'émergence de ce type de virus s'est formé. L'on peut citer ici les exemples de la variole bovine (provoquée par le Cow poxvirus) ou encore la variole du singe (causée par le Monkey poxvirus) qui montrent que la menace de nouvelles épidémies liées aux poxvirus et de leurs lourdes conséquences demeure réelle [10].

Ainsi, les poxvirus constituent un groupe de virus qui ont été et sont encore étudiés, notamment lorsqu'ils peuvent affecter la santé humaine (mort du bétail, zoonoses et épidémies possibles).

LE POXVIRUS CHEZ LES ÉCUREUILS ROUX

Les écureuils roux, comme de nombreux autres animaux, peuvent être infectés par des poxvirus et développer des pathologies suite à leur contamination, telles que :

- La fibromatose de l'écureuil, due au Leporipoxvirus. Nous ne développerons pas plus notre propos sur cette question, puisque sa létalité est faible, et elle ne constitue pas une véritable menace pour la survie de l'espèce.
- **La variole de l'écureuil**, distincte de la fibromatose de l'écureuil [11], dont le responsable est le Squirrel poxvirus. Cette pathologie provoque des symptômes dangereux et **entraîne la mort de l'animal de façon presque certaine.**

Elle provoque chez eux une «dermatite ulcéralive et exsudative sévère, multifocale, ainsi que des croûtes hémorragiques» [13], ce qui signifie que les écureuils voient des plaies apparaître sur leur peau, surtout autour des yeux, du nez et de la bouche. Ces plaies suintent et finissent par former des croûtes avec du sang, qui s'étendent peu à peu au reste du corps. La peau nécrose, l'animal se déshydrate et finit par décéder dans d'atroces souffrances. **Le nombre de survivants en cas d'épidémie est si peu élevé qu'ils ne sont pas en mesure de reconstituer la population.**

La variole de l'écureuil a été reconnue comme un des facteurs principaux du déclin des populations d'écureuils roux au Royaume-Uni [14] : c'est d'ailleurs là que la majorité des travaux traitant de cette pathologie ont été menés, car ses conséquences sur les écureuils roux sont les plus importantes et les plus notoires. Les premiers signalements d'infections semblables à la variole de l'écureuil y ont été faits au début des années 1900, mais **le premier cas confirmé de variole due au Squirrel poxvirus date de 1981. Depuis, de nombreuses épidémies ont contribué à une baisse drastique des populations d'écureuils roux britanniques [15].**

Seulement, comment l'expliquer ?

Pourquoi la variole de l'écureuil n'est observée que depuis les années 1980 au Royaume-Uni et pourquoi y a-t-elle eu une telle influence ?

L'une des pistes d'explication principales repose sur **l'introduction et la progression sur le territoire de l'écureuil gris**, comme mentionné en introduction. En effet, l'écureuil gris comme l'écureuil roux peuvent être infectés par le Squirrel poxvirus [16]. Contrairement à l'écureuil roux, **l'écureuil gris ne développe que rarement des symptômes une fois infecté**. Pourtant, il peut bel et bien être porteur du virus, et ainsi contaminer les écureuils roux, pour lesquels l'infection s'avère mortelle. Si les modes de transmission entre ces animaux restent mal compris, une étude réalisée au Royaume-Uni et en Italie en 2005 [17] a mis en évidence le fait que, **dans les zones où les écureuils gris sont porteurs du Squirrel poxvirus, le déclin des populations d'écureuils roux est 17 à 25 fois plus important que dans les régions où les écureuils gris ne présentent pas d'infection au virus**.

Si la question ne se pose pas en France, c'est que l'écureuil gris n'y est pas présent – tout du moins pour l'instant [18].

Si quelques cas d'observation ont été relevés à **Paris**, dans **l'Essonne**, dans le **Doubs** et dans le **Var**, les animaux ont été capturés ou ont disparu [19].

Toutefois, **une étude de 2001 [20] prévoyait que l'extension des écureuils gris en France pourrait se produire entre 2039 et 2048**, s'ils passaient par les Alpes depuis l'Italie. Leur progression y est toutefois plus lente [21] ; des tentatives d'éradication par le biais de capture et euthanasie avaient même été menées en 1997 dans le Piémont (sur la base des éradications de populations de ragondins menées au Royaume-Uni quelques années auparavant) mais n'ont pas été menées à terme du fait d'oppositions d'associations de protection animale [22].

Se pose donc la question suivante : comment lutter de manière éthique et efficace contre la progression des écureuils gris ?

Beaucoup s'interrogent donc sur la possibilité de vacciner les écureuils roux pour endiguer le déclin des populations, tout comme cela avait été mené pour les humains concernant la variole. Mais est-ce possible ?

Les implications de la vaccination des animaux sauvages : une piste envisageable mais nécessitant **un déploiement de moyens conséquents.**



La vaccination des animaux sauvages, vivant dans leur environnement naturel et non en captivité, est tout à fait possible [23]. On peut prendre pour exemple le cas de la **rage vulpine** : dans les années 1960, aux Etats-Unis, ont eu lieu les premières tentatives de vaccination par voie orale du renard roux (*Vulpes vulpes* L.) contre la rage. Face au succès rencontré, l'expérience a été répliquée à plusieurs endroits, comme en Belgique dès 1989, où la rage a été déclarée comme officiellement éradiquée en 2001 [24] ainsi qu'en France, où elle l'a été en 1998 [25]. L'on peut également mentionner la **peste porcine**, affectant les sangliers (*Sus scrofa*) et les porcs domestiques (*Sus scrofa domesticus*), qui a été éradiquée en France dans les années 2000 [26] notamment grâce à une stratégie de vaccination des sangliers sauvages [27].

Toutefois, **le développement d'un vaccin et la vaccination d'animaux sauvages représentent un processus complexe et très coûteux, souvent justifié par la menace à laquelle sont soumises les populations humaines** ; dans le cas de la rage vulpine, elle pouvait être transmise à l'homme ; pour celui de la peste porcine, elle mettait en danger le bétail et obéissait donc à des impératifs d'ordre économique.

En effet, avant de procéder à un déploiement vaccinal, de nombreux facteurs sont à prendre en considération, en fonction de l'espèce ciblée, de la maladie et de l'objectif visé [28]. Il faut notamment mener des recherches afin de déterminer entre autres :

- **L'objectif du déploiement vaccinal** : que l'on cherche à protéger les populations humaines et les animaux domestiques, ou que l'on vise à préserver une espèce animale sauvage, la stratégie à définir ne sera pas la même. Dans le premier cas, on tente de limiter la transmission de l'agent pathogène aux populations vulnérables, tandis que dans le second, on essaye d'atteindre une couverture vaccinale suffisante pour éviter de brusques chutes dans les effectifs de la population.
- **La voie vaccinale utilisée** : l'on peut en effet choisir, selon l'animal et l'agent pathogène, entre :
 - **La voie injectable**, qui comporte toutefois plusieurs contraintes, comme celle de la capture de l'animal et de la réalisation de l'injection, ce qui peut entraîner chez lui un haut stress et nécessite un déploiement de moyens humains importants.
 - **La voie orale**, qui lui a plus souvent été privilégiée, car malgré d'autres contraintes fortes concernant plutôt la logistique, elle est plus respectueuse de la faune sauvage.



La vaccination par voie orale consiste à développer une souche vaccinale cachée dans un appât, afin que les animaux l'avalent. Ce dernier doit respecter plusieurs règles, parmi lesquelles :

- Il doit être **suffisamment appétissant** en termes de goût et de texture pour que les animaux, le découvrant dans leur environnement, le mangent : en fonction de l'espèce, il peut s'agir de beurre de cacahuète, de céréales, etc. Il faut également les **répartir dans l'espace et le temps d'une façon optimisée** et étudiée pour que les appâts soient bel et bien consommés et puissent agir efficacement (trouver le bon territoire, le faire à la bonne saison, prendre en compte la période de reproduction qui peut avoir des conséquences, poser les appâts au bon moment de la journée...).
- L'appât peut passer **plusieurs jours dans l'environnement** de l'espèce-cible, soumis aux aléas météorologiques : la souche vaccinale doit, durant toute cette période et malgré les variations des conditions, **conserver sa stabilité et son efficacité**. Il faut donc procéder à des expérimentations et trouver la forme d'appât la plus adaptée. De surcroît, il sera avalé par l'animal, et devra résister au passage par son système digestif.
- **Il faut disposer les appâts dans des endroits où l'espèce-cible pourra les trouver sans difficulté, tout en veillant à limiter leur consommation par d'autres espèces**. Les oiseaux ou certains rongeurs, par exemple, peuvent facilement accéder à de nombreux endroits et pourraient tout à fait se nourrir de l'appât trouvé. Il faut donc s'assurer d'une sélectivité de l'appât (texture, goût, apparence ou répulsif qui repousse les autres espèces, mais pas l'espèce-cible).
- **L'appât ne doit pas être nocif pour l'environnement ni pour les animaux qui n'appartiennent pas à l'espèce-cible**, qu'ils soient consommés (pour que l'animal ne tombe pas malade, et que ses excréments n'aient pas d'influence délétère pour le biotope) ou non (que la présence ou la dégradation de l'appât non ingéré, par exemple, nuise à l'écosystème local).
- La consommation des appâts par les animaux étant difficile à contrôler, il faut **s'assurer qu'ils en ingèrent une quantité suffisante** pour que la souche vaccinale soit efficace. A l'inverse, il est impératif de **prendre garde à ce qu'une surconsommation des appâts n'ait pas de conséquences néfastes** sur les animaux.

Il apparaît donc que la vaccination des animaux sauvages est amplement réalisable, pratiquée et est régulièrement couronnée de succès. Cependant, elle implique un **déploiement de moyens humains, matériels et financiers considérables**, et par conséquent, elle est limitée à des cas particuliers.

Un projet de déploiement vaccinal pour lutter contre la variole de l'écureuil chez les écureuils roux ?

Ainsi, **la vaccination des écureuils roux contre le Squirrel poxvirus est parfaitement envisageable** : il s'agit d'une méthode efficace et éthique, qui permettrait de préserver les populations d'écureuils roux sans procéder à l'élimination des écureuils gris. Elle a essentiellement été examinée au Royaume-Uni – où comme nous l'avons vu, la question de la baisse des populations d'écureuils roux est particulièrement inquiétante.

La première mention de l'éventualité d'une vaccination des écureuils roux au Squirrel poxvirus a été faite dans une publication de Natural England en juillet 2005, intitulée, si l'on traduit son titre en français, «Voies de développement d'un vaccin contre le parapoxvirus chez les écureuils roux» [29]. Ce rapport a été le déclencheur de plusieurs recherches expérimentales et essais cliniques dans les années à suivre afin de développer un vaccin [30], qui n'ont jamais réellement abouti. **Un vaccin avait en effet pu être développé en 2012-2013, permettant d'empêcher la mort d'écureuils roux suite à une contagion, mais il présentait des effets secondaires trop importants.** Il était donc impératif de mener des recherches supplémentaires, qui n'ont toutefois pas pu être financées.

Cependant, **une pétition publique du début des années 2020** [31], adressée au Parlement du Pays de Galles, a dépassé le seuil des 10 000 signatures et y a donc été examinée.



Ainsi, **dès 2024, une étude de faisabilité du déploiement d'un vaccin contre la variole de l'écureuil a été lancée par le gouvernement gallois**, afin de déterminer, entre autres, la voie vaccinale qui serait privilégiée, un éventuel déploiement en Europe voire dans le monde, les délais de déploiement, etc. Toute mise à jour à propos des résultats peut être consultée sur le site du gouvernement du Pays de Galles [32].

Il ne semble pas exister d'autre projet de développement d'un vaccin contre la variole de l'écureuil.

CONCLUSION

La vaccination des écureuils roux contre la variole de l'écureuil se concrétisera donc possiblement dans quelques années, du fait de la **mobilisation institutionnelle, la pression populaire et la reprise médiatique** du sujet [33] qui a eu lieu au Pays de Galles ainsi que dans d'autres contextes nationaux.

Au Royaume-Uni, l'aboutissement de ce projet et la distribution de ce vaccin est vivement attendue, **la situation des écureuils roux y étant telle que la disparition de l'espèce sur le territoire est envisageable** ; le rapport NECR669 de Natural England estime que **l'espèce pourrait s'y éteindre d'ici à 25 ans**, malgré les actions de lutte contre l'expansion de l'écureuil gris, montrant qu'une autre approche est nécessaire.

Le déploiement vaccinal permettrait de préserver les populations d'écureuils roux du Royaume-Uni, de disposer d'une solution si le Squirrel poxvirus venait à s'étendre aux écureuils roux du reste de l'Europe, et représente une alternative plus éthique aux mesures actuellement mises en œuvre, qui induisent parfois d'éliminer les écureuils gris par des biais létaux. Il reste à espérer que le projet aboutira.

SOURCES :

- [1] Tillon, L. ; Lord Joicey, J. ; Chapuis, J.-L., ONF, Direction de l'environnement et du développement durable – European Squirrel Initiative, MNHN, Départ, Ecologie et Gestion de la Biodiversité. « Les écureuils introduits en France et en Europe occidentale : de la connaissance à la prévention », 13^{ème} Forum des Gestionnaires, Espèces Exotiques Envahissantes : Une menace majeure pour la biodiversité, MNHN, Paris (16/03/2007) : p. 1.
- [2] Kiang, K. M. et Krathwohl, M. D. « Rates and risks of transmission of smallpox and mechanisms of prevention », dans The Journal of Laboratory and Clinical Medicine, vol. 142, n°4 (2003) : p. 230-231.
- [3] Bohelay, G. et Duong, T.-A. « Infections humaines à poxvirus », dans Annales de Dermatologie et de Vénéréologie, vol. 149 (2019) : p. 390.
- [4] Gani, R. et Leach, S. « Transmission potential of smallpox in contemporary populations », dans Nature, vol. 414 (2001) : p. 749-750.
- [5] Tesini, B. L. « Variole », dans Manuel MSD [en ligne]. URL : https://www.msdmanuals.com/fr/professional/maladies-infectieuses/virus-de-la-variole/variole#Physiopathologie_v1023254_fr (consulté le 27.04.2026) et CHU de Montpellier, « La variole » [en ligne]. URL : <https://www.chu-montpellier.fr/fr/vaccination/histoire-des-epidemes-et-de-la-vaccination/la-variole>.
- [6] Berche, P. « La menace de la variole », dans Comptes rendus biologiques, vol. 325, n°8 (2002) : p. 846.
- [7] WHO, « The global eradication of smallpox : final report of the Global Commission for the certification of Smallpox Eradication », Geneva, December 1979, WHO History of International Public Health, n°4 (1980).
- [8] Ibid, p. 37.
- [9] Bohelay, G. et Duong, T.-A., art cité : p. 388 et 390.
- [10] En 2022, notamment, le gouvernement français se préparait à une éventuelle épidémie de variole B (ou mpox), et se montre encore vigilant à ce sujet (voir « Variole B (mpox) : point sur le virus et sur la situation en France et à l'international » de sante.gouv.fr, publié en mai 2022. URL : <https://sante.gouv.fr/soins-et-maladies/maladies/maladies-vectorielles-et-zoonoses/cas-groupes-d-infection-par-le-virus-monkeypox>).
- [11] Bangari, D. S. et al. « Cutaneous and Systemic Poxviral Disease in Red (Tamiasciurus hudsonicus) and Gray (Sciurus carolinensis) Squirrels », dans Veterinary Pathology, vol. 46, n°4 (2009) : p. 671.
- [12] Chantrey et al. (2014, p. 3797) avancent qu'environ 8% des écureuils roux exposés au Squirrelpox virus survivent.
- [13] Atkin, J. W. et al. « Detection of squirrel poxvirus by nested and real-time PCR from red (Sciurus vulgaris) and grey (Sciurus carolinensis) squirrels », dans BMC Veterinary Research, vol. 6, n°33 (2010) : p. 1.
- [14] Sainsbury, A. W. ; Deaville, R. ; Lawson, B. et al. « Poxviral Disease in Red Squirrels Sciurus vulgaris in the UK: Spatial and Temporal Trends of an Emerging Threat », dans EcoHealth, vol. 5 (2008) : p. 306 et Curnell, J. (1996) « The grey squirrel in Britain: problems for management and lessons for Europe », dans Mathias, M.-L. ; Santos-Reis, M. ; Amori G. ; Libois, R. ; Mitchell-Jones A. et al. (éds.), European Mammals: Proceedings of the I European Congress of Mammalogy, Lisbonnes : Museu Bocage, 1996 : p. 73.

[15] Collins, L. M. ; Warnock, N. D. ; Tosh, D. G. et al. « Squirrelpox Virus: Assessing Prevalence, Transmission and Environmental Degradation », dans PLOS ONE, vol. 9, n°2 (2014) : p. 1.

[16] Ibid.

[17] Rushton, S. P. ; Lurz, P. W. W. ; Curnell, J. et al. « Disease threats posed by alien species : the role of a poxvirus in the decline of the native red squirrel in Britain », dans Epidemiology and Infection, vol. 134, n°3 (2006) : p. 528.

[18] Sahm, Marion. « L'écureuil roux (*Sciurus vulgaris*) : biologie et gestion en centre de soins », thèse d'exercice vétérinaire sous la direction de Pascal Arné, Ecole nationale vétérinaire d'Alfort, Maisons-Alfort, 2020 : p. 71.

[19] Chapuis, J.-L. ; Dozières, A. ; Pinasu, B. « Les écureuils en France », dans Les écureuils en France, Paris, Muséum National d'Histoire Naturelle. [<https://ecureuils.mnhn.fr/>] (non consultable), cité par Chapuis, J.-L. ; Gerriet, O. ; Losinger-Chabod, I. ; Pisanu, B. « Gestion d'espèces exotiques envahissantes : le cas des écureuils en France », dans Faune Sauvage, n°321 (2018) : p. 47-48.

[20] Lurz, P. ; Rushton, S. ; Wauters, L. et al. « Predicting grey squirrel expansion in North Italy: a spatially explicit modelling approach », dans Landscape Ecology, vol. 16 (2001) : p. 415.

[21] Bertolino, S. ; Montezemolo, N. ; Preatoni D. G. ; Wauters, L. A., Martinoli, A. « A grey future for Europe: *Sciurus carolinensis* is replacing native red squirrels in Italy. », dans Biological Invasions, vol. 16 (2014) : p. 58-59.

[22] Bertolino, S. et Genovesi, P. « Spread and attempted eradication of the grey squirrel (*Sciurus carolinensis*) in Italy, and consequences for the red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in Eurasia », dans Biological Conservation, vol. 109, n°3 (2003) : p. 354-355.

[23] Blancou, J. ; Schneider, L. G. ; Wandeler, A. I. ; Pastoret, P.-P. « Vaccination du Renard roux (*Vulpes vulpes* L.) contre la rage par voie orale. Bilan d'essais en station expérimentale », dans Revue d'Ecologie (La Terre et La Vie), vol. 40, n°2 (1985) : p. 249.

[24] Brochier, B. ; Deschamps, P. ; Costy, F. et al. « Elimination de la rage en Belgique par la vaccination du renard roux (*Vulpes vulpes*) », dans Annales de Médecine Vétérinaire, vol. 145, n°5 (2001) : p. 303.

[25] Anses, « La rage » [en ligne], publié le 26.09.2022. URL : <https://www.anses.fr/fr/content/la-rage>.

[26] Renon, P. et Le Potier, M.-F. « La peste porcine classique (PPC) : vers de nouveaux défis », dans Virologie, vol. 26 (2022) : p. 328.

[27] Rossi, S. et al. « Controlling of CSFV in European wild boar using oral vaccination: a review », dans Frontiers in Microbiol., vol. 6 (2015) : p. 5-6.

[28] Colombe, M. « Etude d'une vaccination par voie orale de la faune sauvage et de l'impact sur les espèces non-cibles à travers l'exemple de la vaccination des blaireaux contre la tuberculose en Côte d'Or », thèse d'exercice vétérinaire sous la direction de Emmanuelle Gilot-Fromont, Université de Lyon, Lyon, 2021 : p. 19-46.

[29] Natural England. « Routes to the development of a parapoxvirus vaccine for red squirrels (ENRR645) », 18.07.2005 [en ligne]. URL : <https://publications.naturalengland.org.uk/publication/95017>.

[30] Shuttleworth, C. « Towards a Squirrelpox vaccine », dans Shuttleworth, C. ; Robinson, N. ; Sheehy, E. (éds.), *Red Squirrel Conservation: Strategies and Science 2025*, Anglesey : Red Squirrels Trust Wales, 2025 : p. 58.

[31] Pétition P-06-1332, 'Fund vaccine research to protect red squirrels from deadly Squirrelpox virus', Welsh Parliament [en ligne]. URL : <https://petitions.senedd.wales/petitions/245357>.

[32] Welsh Government, « Squirrelpox Vaccine », Information on the Squirrelpox vaccine feasibility study. URL : <https://www.gov.wales/atish25178> (consulté le 24.04.2026).

[33] Ferguson, D. « Red squirrels 'to vanish from England' unless vaccine against squirrelpox funded », *The Guardian*, 16.11.2024 [en ligne]. URL : <https://www.theguardian.com/environment/2024/nov/16/red-squirrels-to-vanish-from-england-unless-vaccine-against-squirrelpox-funded> ou Bradwell, J. ; Benson, R. ; Shuttleworth, C. « A protective vaccine against the pox virus for red squirrels », *Quarterly Journal of Forestry*, vol. 120 (2026) : p. 81-81.

[34] Natural England. « England Red Squirrel Recovery Strategy (NECR669) », 14.04.2026 [en ligne]. URL : <https://publications.naturalengland.org.uk/publication/6061891536027648>.

Bibliographie :

Sources académiques :

Atkin, J. W. ; Radford, A. D. ; Coyne, K. P. ; Stavisky, J. ; Chantrey, J. « Detection of squirrel poxvirus by nested and real-time PCR from red (*Sciurus vulgaris*) and grey (*Sciurus carolinensis*) squirrels », dans *BMC Veterinary Research*, vol. 6, n°33 (2010) : p. 1-9.

Bangari, D. S. ; Miller, M. A. ; Stevenson, G. W. ; Thacker, H. L. ; Sharma, A. ; Mittal, S. K. « Cutaneous and Systemic Poxviral Disease in Red (*Tamiasciurus hudsonicus*) and Gray (*Sciurus carolinensis*) Squirrels », dans *Veterinary Pathology*, vol. 46, n°4 (2009) : p. 667-672.

Berche, P. « La menace de la variole », dans *Comptes rendus biologiques*, vol. 325, n°8 (2002) : p. 845-850.

Bertolino, S. ; Montezemolo, N. ; Preatoni D. G. ; Wauters, L. A., Martinoli, A. « A grey future for Europe: *Sciurus carolinensis* is replacing native red squirrels in Italy. », dans *Biological Invasions*, vol. 16 (2014) : p. 53-62.

Bertolino, S. et Genovesi, P. « Spread and attempted eradication of the grey squirrel (*Sciurus carolinensis*) in Italy, and consequences for the red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in Eurasia », dans *Biological Conservation*, vol. 109, n°3 (2003) : p. 351-358.

Blancou, J. ; Schneider, L. G. ; Wandeler, A. I. ; Pastoret, P. P. « Vaccination du Renard roux (*Vulpes vulpes* L.) contre la rage par voie orale. Bilan d'essais en station expérimentale », dans *Revue d'Ecologie (La Terre et La Vie)*, vol. 40, n°2 (1985) : p. 249-255.

Bohelay, G. et Duong, T.-A. « Infections humaines à poxvirus », dans *Annales de Dermatologie et de Vénéréologie*, vol. 149 (2019) : p. 387-398.

Brochier, B. ; Deschamps, P. ; Costy, F. ; Hallet, L. ; Leuris, J. ; Villiers, M. ; Peharpre, D. ; Mosselmans, F. ; Beier, R. ; Lecomte, L. ; Mullier, P. ; Roland, H. ; Bauduin, B. ; Kervyn, T. ; Renders, C. ; Escutenaire, S. ; Pastoret, P.-P. « Elimination de la rage en Belgique par la vaccination du renard roux (*Vulpes vulpes*) », dans *Annales de Médecine Vétérinaire*, vol. 145, n°5 (2001) : p. 293-305.

Chantrey, J. ; Dale, T. D. ; Read, J. M. ; White, S. ; Whitfield, F. ; Jones, D. ; McInnes, C. J. ; Begon, M. "European red squirrel population dynamics driven by squirrelpox at a gray squirrel invasion interface", dans *Ecology and Evolution*, vol. 4, n°19 (2014) : p. 3788-3799.

Chapuis, J.-L. ; Gerriet, O. ; Losinger-Chabod, I. ; Pisanu, B. « Gestion d'espèces exotiques envahissantes : le cas des écureuils en France », dans *Faune Sauvage*, n°321 (2018) : p. 45-51.

Collins, L. M. ; Warnock, N. D. ; Tosh, D. G. ; McInnes, C. ; Everest, D. ; Ian Montgomery, W. ; Scantlebury, M. ; Marks, N. ; Dick, J. T. A. ; Reid, N. « Squirrelpox Virus: Assessing Prevalence, Transmission and Environmental Degradation », dans *PLOS ONE*, vol. 9, n°2 (2014) : p. 1-8.

Colombe, M. « Etude d'une vaccination par voie orale de la faune sauvage et de l'impact sur les espèces non-cibles à travers l'exemple de la vaccination des blaireaux contre la tuberculose en Côte d'Or », thèse d'exercice vétérinaire sous la direction de Emmanuelle Gilot-Fromont, Université de Lyon, Lyon, 2021 : 89 p.

Kiang, K. M. et Krathwohl, M. D. « Rates and risks of transmission of smallpox and mechanisms of prevention », dans *The Journal of Laboratory and Clinical Medicine*, vol. 142, n°4 (2003) : p. 229-238.

Gani, R. et Leach, S. « Transmission potential of smallpox in contemporary populations », dans *Nature*, vol. 414 (2001) : p. 748-751.

Gurnell, J. (1996) « The grey squirrel in Britain: problems for management and lessons for Europe », dans Mathias, M.-L. ; Santos-Reis, M. ; Amori G. ; Libois, R. ; Mitchell-Jones A. et al. (éds.), *European Mammals: Proceedings of the I European Congress of Mammalogy*, Lisbonnes : Museu Bocage, 1996 : p. 67-81.

Lurz, P. ; Rushton, S. ; Wauters, L. et al. « Predicting grey squirrel expansion in North Italy: a spatially explicit modelling approach », dans *Landscape Ecology*, vol. 16 (2001) : p. 407-420.

Renson, P. et Le Potier, M.-F. « La peste porcine classique (PPC) : vers de nouveaux défis », dans *Virologie*, vol. 26 (2022) : p. 327-341.

Rossi, S. ; Staubach, C. ; Blome, S. ; Guberti, V. ; Thulke, H.-H. ; Vos, A. ; Koenen, F. ; Le Potier, M.-F. « Controlling of CSFV in European wild boar using oral vaccination: a review », dans *Frontiers in Microbiology*, vol. 6 (2015) : p. 1-11.

Rushton, S. P. ; Lurz, P. W. W. ; Gurnell, J. ; Nettleton, P. ; Bruemmer, C. ; Shirley, M. D. F. ; Sainsbury, A. W. « Disease threats posed by alien species : the role of a poxvirus in the decline of the native red squirrel in Britain », dans *Epidemiology and Infection*, vol. 134, n°3 (2006) : p. 521-533.

Sahm, Marion. « L'écureuil roux (*Sciurus vulgaris*) : biologie et gestion en centre de soins », thèse d'exercice vétérinaire sous la direction de Pascal Arné, Ecole nationale vétérinaire d'Alfort, Maisons-Alfort, 2020 : 154 p.

Sainsbury, A. W. ; Deaville, R. ; Lawson, B. ; Cooley, W. A ; Farelly, S. J. ; Stack, M. J. ; Duff, P. ; McInnes, C. J. ; Gurnell, J. ; Russel, P. H. ; Rushton, S. P. ; Pfeiffer, D. U. ; Nettleton, P. ; Lurz, P. W. W. « Poxviral Disease in Red Squirrels *Sciurus vulgaris* in the UK: Spatial and Temporal Trends of an Emerging Threat », dans *EcoHealth*, vol. 5 (2008) : p. 305-316.

Shuttleworth, C. « Towards a Squirrelpox vaccine », dans Shuttleworth, C. ; Robinson, N. ; Sheehy, E. (éds.), *Red Squirrel Conservation: Strategies and Science 2025*, Anglesey : Red Squirrels Trust Wales, 2025 : p. 57-64.

Tillon, L. ; Lord Joicey, J. ; Chapuis, J.-L., ONF, Direction de l'environnement et du développement durable – European Squirrel Initiative, MNHN, Départ, Ecologie et Gestion de la Biodiversité. « Les écureuils introduits en France et en Europe occidentale : de la connaissance à la prévention », 13^{ème} Forum des Gestionnaires, Espèces Exotiques Envahissantes : Une menace majeure pour la biodiversité, MNHN, Paris (16/03/2007) : p. 1-7.

Sources institutionnelles :

Anses, « La rage » [en ligne], publié le 26.09.2022. URL : <https://www.anses.fr/fr/content/la-rage>.
CHU de Montpellier, « La variole » [en ligne]. URL : <https://www.chu-montpellier.fr/fr/vaccination/histoire-des-epidemes-et-de-la-vaccination/la-variole>.

Natural England. « England Red Squirrel Recovery Strategy (NECR669) », 14.04.2026 [en ligne]. URL : <https://publications.naturalengland.org.uk/publication/6061891536027648>.

Natural England. « Routes to the development of a parapoxvirus vaccine for red squirrels (ENRR645) », 18/07/2005 [en ligne]. URL : <https://publications.naturalengland.org.uk/publication/95017>.

Sante.gouv.fr, « Variole B (mpox) : point sur le virus et sur la situation en France et à l'international », le 20.05.2022. URL : <https://sante.gouv.fr/soins-et-maladies/maladies/maladies-vectorielles-et-zoonoses/cas-groupes-d-infection-par-le-virus-monkeypox> (consulté le 28.04.2026).

Tesini, B. L. « Variole », dans Manuel MSD [en ligne]. URL : https://www.msdmanuals.com/fr/professional/maladies-infectieuses/virus-de-la-variole/variole#Physiopathologie_v1023254_fr (consulté le 27.04.2026).

WHO, « The global eradication of smallpox : final report of the Global Commission for the certification of Smallpox Eradication », Geneva, December 1979, WHO History of International Public Health, n°4 (1980) : 122 p.